Beitrag zur Kenntniss der Begoniaceen

von

Dr. **Franz Benecke.**

(Mit Tafel III.)

Wenige Familien haben im natürlichen System so umherirren müssen, als wie die Begoniaceen. Zuerst wusste man keinen Platz für sie, dann stellte man sie zu den Polygonaceen, Umbelliferen, Campanulaceen, Euphorbiaceen, Hydrangeen, Cucurbitaceen, Cacteen etc., und in neuester Zeit nach dem Vorgange von Bentham und Hooker mit den Datiscaceen zu den Passiflorinen. Damit noch nicht genug, mussten die Begoniaceen auch einmal aus der heutigen Gesellschaft ganz ausscheiden, und zwar deswegen, weil die Einen ihre Verwandten in der Vorwelt suchten, die Anderen gar in einer Periode, die nach der kommen wird, in welcher wir heute leben. Nirgends haben sie bis jetzt einen sicheren Platz gefunden, überall nur ein vorläufiges Unterkommen, und so ist die Frage nach ihrer systematischen Stellung noch heute offen; wir setzen, wie es vor fünfzig Jahren geschah, wieder ein Fragezeichen hinter ihren Namen. Wir haben in dieser Beziehung keinen wesentlichen Schritt vorwärts gethan.

Seitdem Klotzsch die erste werthvolle Monographie geschrieben [1]), ist die Familie von Alph. de Candolle [2]) eingehend studirt. Nach ihm ist keine allgemeine Bearbeitung veröffentlicht worden. Klotzsch und de Candolle studirten aber nur die gröberen morphologischen Verhältnisse. So werthvoll diese Arbeiten sind, so macht sich doch in neuerer Zeit immer mehr mit Recht das Bedürfniss fühlbar, Anatomie und Entwicklungsgeschichte mitsprechen zu lassen bei Beurtheilungen systematischer Fragen. Derartige Untersuchungen sind aber bisher für die Familie der Begoniaceen im Verhältniss zu ihrer hohen Wichtigkeit nur in spärlicher Weise angestellt worden,

1) Klotzsch, Begoniaceen-Gattungen und Arten, Abhandl. der Akad. d. Wissensch. zu Berlin 1854.

2) In Ann. sc. nat. 4. Sér. T. XI, 1859 und Prodromus vol. XV. p. 266 ff.

und die Arbeiten, welche hierüber veröffentlicht sind, beschränken sich stets auf wenige Repräsentanten der Familie.

Alles dieses ist wohl Grund genug die Schiefblätter einer ausgedehnten und eingehenden Untersuchung zu unterwerfen. Diese Aufgabe habe ich mir gestellt. Es ist keine leichte, und um zu einem befriedigenden Resultate zu gelangen, wird es bei der großen Anzahl und der Mannigfaltigkeit der Formen, die wir in dieser Familie antreffen, einer Reihe von Jahren bedürfen. Verschiedene Schwierigkeiten sind es, welche der Arbeit in den Weg gelegt werden. Von diesen ist eine hauptsächliche die Beschaffung des Materials. Alph. de Candolle führt in seinem Prodromus nicht weniger als 380 Arten an. Von diesen existiren sehr viele nur in Herbarien und sind nicht lebend in unseren botanischen Gärten vorhanden. Soll aber die Sache klargelegt werden, so müssen wenigstens die Vertreter aller einzelnen Sectionen untersucht werden. Neben dem Materialmangel ist die von Gärtnern mit Vorliebe ausgeübte Selection und Hybridation ein weiteres Hinderniss. Es bedarf einer genauen Kenntniss der Familie, um in jedem einzelnen Falle sicher zu sein, ob man es mit reinen Arten, Varietäten oder Bastarden zu thun hat. Daher bedauere ich auch, im Folgenden mich nicht stets für die Richtigkeit der Speciesnamen sowie für die Echtheit der Art verbürgen, ja mitunter den Namen derselben überhaupt nicht angeben zu können.

Es sollen nun die ersten Resultate, die ich erlangte, theilweise mitgetheilt werden, theilweise, weil ich heute nur das publiciren möchte, was von mir in einigermaßen ausgedehnter Weise untersucht wurde. Aber auch diese Untersuchungen sind noch recht unvollkommen und werden der Fortsetzung bedürftig sein.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen wollen wir der Reihe nach die Inflorescenz, die weibliche und die männliche Blüte besprechen, darauf Einiges über die Ableitung der verschiedenen Blütentypen aus einem gemeinsamen Grundplan anfügen und wollen zum Schluss auf die systematische Stellung zurückkommen.

Was zunächst die Inflorescenz der Begoniaceen betrifft, so wird man das Resultat der bisherigen Untersuchungen am besten mit den Worten Eichler's (Blütendiagr. II. Th., p. 453) wiedergeben: »Bei allen mir bekannten Begonien stellen die Inflorescenzen axillare Cymen dar, die ent- »weder bis in die letzten Verzweigungen gleichmäßig dichasisch sind oder »häufiger nach ein- bis mehrmaligen Gabelungen in Wickeln ausgehen (hier »Fig. 2 *A*). Die ersten Axen schließen dabei stets mit männlichen Blüten, »die weiblichen Blüten treten erst in der letzten Generation auf. — Vor- »blätter gewöhnlich an sämmtlichen Axen zu zweien, opponirt mit mehr »weniger antrorser Convergenz, nur bei der letzten, weiblichen Generation »zuweilen blos eins entwickelt (Begonia heracleifolia nach Wydler) »oder beide hier fehlend; bei Wickelwuchs scheint die Förderung aus α zu

»erfolgen, doch bin ich darüber nicht ganz sicher.« Ich habe Berichtigungen und Zusätze hierzu zu machen.

Obwohl die Verzweigungen der Inflorescenz radial angelegt werden, machen sie schon in der Knospe den Eindruck von dorsiventralen Sprossen. Nur bei einer einzigen Species, Begonia Roezlii, fand ich die ältere Inflorescenz radiat. Ich erhielt diese Pflanze vor kurzer Zeit aus Erfurt. Aus einer Abbildung in Regel's Gartenflora zu schließen muss sie eine Spielart sein, da auf der Abbildung die Inflorescenz ein ganz anderes Ansehen hat. Das Bemerkenswerthe an den von Erfurt erhaltenen Pflanzen ist noch, dass die secundären und folgenden Gabeläste sehr verkürzt sind, so dass es, oberflächlich betrachtet, den Anschein hat, als ob die ersten Gabeläste sich doldig auszweigten. Bei allen anderen Species, die ich beobachtete, ist die ältere Inflorescenz nie radiat entwickelt. An der ersten Anlage entstehen zwei genau laterale Höcker, die die Jugendstadien der ersten Vorblätter darstellen, und zwischen ihnen in der Regel die dazu gehörige erste männliche Blüte; in besonderen Fällen, auf welche weiter unten eingegangen werden wird, fehlt dieselbe. Ihre zwei äußeren Perigonblätter stehen in der Medianebene. In den Axeln der Vorblätter der Primanblüte treten die ersten Gabelungen auf. Jede Gabelung wiederholt den Vorgang der Hauptinflorescenzaxe, es entstehen also an jeder zwei laterale secundäre Gabeläste mit den entsprechenden Vorblättern und zwischen ihnen wieder die männliche Blüte in analoger Stellung. Die Folge davon ist, dass die Ebene, die durch die primären Seitenzweige der Inflorescenz gelegt werden kann, die durch die secundären Seitenzweige gelegten Ebenen rechtwinklig schneidet. Bald aber wird dieses Verhältniss ein anderes. Die männlichen Blüten zweiter Ordnung, deren Transversalebenen (s. Eichler, Blütendiagramme, Th. I. p. 6) zuerst parallel gestellt sind, convergiren mit den Vorblättern nach außen, so dass die Transversalebenen nunmehr einen spitzen Winkel einschließen, der bei weiterer Entwicklung der Inflorescenz allmählich in einen stumpfen Winkel übergeht, und so dass sie mit der Transversalebene der Primanblüte nicht mehr einen rechten, sondern ebenfalls einen spitzen Winkel bilden, der aber mit der Entwicklung der Inflorescenz an Bogengraden natürlich abnimmt. Die Stellung kommt zu Stande, indem der Stiel der einen secundären Blüte nach rechts, der der anderen nach links eine Torsion erleidet. Die Ursache hierfür ist folgende: Die Vorblätter sind wie die Laubblätter schief, mitunter freilich nur in schwachem Grade. Es wird die nach außen gerichtete Hälfte stärker entwickelt. Die Blüte schmiegt sich dem Vorblatt (ihrem Tragblatt) eng an, füllt den Hohlraum der Blatthälften aus. Wird nun die äußere Hälfte größer, so verändert der Hohlraum dermaßen seine Gestalt, dass die Blüte genöthigt ist nach außen zu rücken, wodurch denn ihr Stiel die entsprechende Torsion erleidet. Indem die tertiären Blüten zur entsprechenden secundären Blüte sich in gleicher Weise nachträglich

stellen und die eventuellen ferneren Blüten sich genau ebenso verhalten, gewinnt die Inflorescenz in der Knospe den Schein eines dorsiventralen Verzweigungssystemes. Mitunter kam es mir vor, als ob ein echtes dorsiventrales Sprosssystem vorläge, indem die Bildungspunkte der Vorblätter nicht genau lateral gegenüber lagen, also nicht in der Transversalebene ihrer Blüte, sondern auf der von ihr aus äußeren Seite; vielleicht auch, dass das Wachsthum der Inflorescenzaxe auf der äußeren Seite schwächer ist als auf der inneren und dass dadurch die Ansatzstellen der Vorblätter nach der Außenseite hinüber rücken. Keinesfalls aber hat das Eine oder das Andere in dem Grade statt, dass die Annahme von der Drehung der Blütenstiele überflüssig wäre, um die Lage der Blüthen in der Inflorescenzknospe zu begründen. Fig 1 *A* stellt eine junge Inflorescenz mit Fortlassung der Vorblätter dar, auch ist der Schnitt so geführt gedacht, dass nur die Axen und nicht die Blüten getroffen wurden; Figur 1 *B* giebt die Inflorescenz nach erfolgter Drehung; Figur 1 *C* die entwickelte Inflorescenz, an der die Transversalebenen der einzelnen Blüten sämmtlich annähernd parallel gerichtet sind. — In Folge dieser Verhältnisse kann man bei den ausgebildeten Inflorescenzen (mit vorläufig alleiniger Ausnahme derjenigen von Begonia Roezlii) überall von nach außen und nach innen gerichteten Gabelungen sprechen.

Nach den bisherigen Angaben sollen die Inflorescenzen Dichasien oder in Wickel ausgehende Dichasien sein. Fälle, in denen man von wirklichen Wickeln sprechen könnte, sind mir aber nicht vorgekommen. Die von Eichler gegebene Figur (hier Fig. 2 *A*), welche die Endigung in einen echten Wickel zeigt, habe ich nirgends in der Natur realisirt gesehen [1]. Ganz allgemein fand ich die geförderte Gabelung relativ [2]) nach außen gerichtet und ihr gegenüber steht eine weibliche Blüte; eine Ausnahme davon fand ich bisher nicht. Die Figur 2 *B* giebt das Bild, das ich der (Eichler'schen) Figur 2 *A* entgegen stelle. Die letztere bezieht sich freilich speciell auf Begonia semperflorens Link et Otto, welche ich darauf hin nicht habe studiren können. Aber Eichler giebt die Figur als Typus und einen solchen repräsentirt sie nicht, vielmehr kommt dieses Prädicat meiner Figur 2 *B* zu. Sie zeigt, dass ein echter Wickel nicht vorliegt, wohl aber wird man trotzdem in diesem Falle von einer Wickeltendenz reden können. Bei Hinzuziehung anderer Fälle aber ist es nothwendig, von Dichasien zu sprechen, die

1) In diesen wie auch in den folgenden Figuren sind die männlichen Blüten durch einfache Kreislinien, die weiblichen durch schwarze Kreisflächen wiedergegeben.

2) Um Unklarheit zu vermeiden, möchte ich an einem Beispiel zeigen, was ich hier wie auch später unter »relativ nach außen gerichtet« verstehe. In der Figur 4 befindet sich die männliche Blüte *a* im Innern der ganzen Inflorescenz; berücksichtigt man aber nicht die Hauptaxe, sondern nur die erste Gabelung, so ist sie im Vergleich mit der weiblichen Blüte *b* nach außen gerichtet, weswegen ich *a* als »relativ nach außen gerichtet« bezeichne.

Schraubeltendenz besitzen. Begonia manicata Brongn. besitzt Inflorescenzen, deren letzte Äste bald das Bild der Figur 3 *A* zeigen, bald aber das durch Figur 3 *B* zur Darstellung gebrachte. Figur 4 giebt ein Bild einer reichblütigen Inflorescenz von Begonia imperialis Lem. Man ersieht aus demselben, dass immer der Theil des Verzweigungssystemes, der nach außen fällt, mehr Blüten besitzt. Die Begrenzung der Inflorescenz erfolgt, indem schließlich an dem am meisten nach außen gewandten Theil des Blütenstandes die Blüten nicht mehr zur Entwicklung gelangen, wofür die Ursache in der Erschöpfung des zur Bildung der Blüten nothwendigen Materiales zu suchen ist. Hier kann es nicht auffallend sein, dass die nach außen gerichteten Blüten verkümmern, aber bei Inflorescenzen, die gewöhnlich rein dichasial sind, sieht man ebenfalls oft, dass die relativ nach außen gerichteten weiblichen Blüten kümmerlich entwickelt oder abortirt sind; nicht fand ich, dass die Verkümmerung oder der Abort Blüten betraf, die relativ innere waren. Die Figuren der Inflorescenzen von Begonia manicata und imperialis zeigen deutlichst die Schraubeltendenz, und fasst man den Begriff »Wickel« und »Schraubel« so, dass es nur darauf ankommt, dass ein Gabelast reichblütiger ist, als der andere, so wird man ohne Bedenken hier nicht nur von Schraubeltendenz, sondern von wirklichen Schraubeln zu reden haben. Zieht man nun das vorher über die Verkümmerung einzelner Blüten Gesagte in Betracht, so kann man bei allen denjenigen Inflorescenzendigungen, die der Figur 2 *B* oder 3 *A* entsprechen, die Annahme machen, dass durch Mangel an Material die weitere Erzeugung nach außen unterblieb, und liegt in solchen Fällen anscheinend auch Wickeltendenz vor, so wird man den Begonien doch Inflorescenzen zuschreiben müssen, deren Dichasien Schraubeltendenz und nicht Wickeltendenz besitzen. Weiter unten soll dieser Satz noch in anderer Weise Bestätigung finden (s. Zusatz 1).

Die ersten Gabelungen der Inflorescenz sind nicht bei allen Species gleichblütig, sondern gewisse Arten sind dadurch characteristisch, dass die eine Gabelung der Inflorescenz weniger Blüten als die andere besitzt. Den einfachsten Fall eines derartigen Blütenstandes zeigt die Figur 5, die sich auf Begonia Krameri? bezieht.

Als Abnormität zeigt sich mitunter bei einer Inflorescenz für eine männliche Blüte ein Blütenstand, so dass das Dichasium sich mehr dem Monopodium nähert.

Die Inflorescenz von Begonia ricinifolia A. Dietr. (nach Klotzsch a. a. O. Bastard von Begonia heracleifolia Cham. et Schlecht. und peponifolia Vis.), manicata u. a. bietet nicht das Bild eines Dichasium, sondern stellt ein Sympodium dar, dessen Scheinäste mehr oder weniger nach einer Seite gerichtet sind. Figur 6 giebt das Bild einer derartigen Inflorescenz. Die Kreuze in der Figur bezeichnen diejenigen Stellen, an welchen in Wirklichkeit noch weitere Blüten folgen, die aber

der Einfachheit wegen fortgelassen wurden. Die Ziffern werden verständlich durch die folgende Figur 7. Zur Beschreibung der Entstehung eines solchen Sympodiums wollen wir der Einfachheit und Klarheit wegen annehmen, die Inflorescenz sei radiat, die durch die Gabelungen gelegt gedachten Ebenen kreuzen sich (Fig. 7 *A*). Zunächst stellt sich alsdann die erste, rechte Gabelung (*Ir*) in die Richtung der stark schattirt gezeichneten Hauptaxe (*X*) und dreht sich gleichzeitig um einen rechten Winkel (Fig. 7 *B*), so dass *IIv* links und *IIh* rechts zu stehen kommt und somit auch *IIIr* vorn und *IIIl* hinten. Darauf gelangt *IIh* ebenfalls in die Richtung der Hauptaxe (Fig. 7 *C*) und dreht sich, so dass nunmehr *IIIr* sich links und *IIIl* sich rechts befindet. Die vierten und folgenden Gabelungen sind nicht mehr gezeichnet. Sie verhalten sich durchaus analog. — Es findet also in diesem Falle eine Drehung der betreffenden Inflorescenztheile in Richtung des die Stelle des Tragblattes einnehmenden Pfeiles statt, also im Sinne des Uhrzeigers. Ebenso fand ich aber auch, dass die umgekehrte Richtung eingeschlagen wird, und scheint bei den betreffenden Arten keine Constanz hierbei vorhanden zu sein. An einer und derselben Inflorescenz sah ich nie die einmal genommene Richtung umschlagen. Da die nach links (resp. rechts) fallenden Gabelungen einen Zug ausüben, so dreht sich schließlich noch die Hauptaxe der Inflorescenz nach ihrem Tragblatt hin. Um das Bild nicht unklar zu machen, ist in den Figuren diese entgegengesetzte Drehung nicht berücksichtigt worden. Die ganze Figur 7 ist überhaupt sehr schematisch und entspricht nur im Princip der wahren Natur der Sache.

Jede Scheinseitenaxe ist ebenfalls bestrebt für sich ein Sympodium zu bilden, doch ist die Verschiebung hier eine geringere. Sie ist in der Figur 6 angedeutet worden. Bei Begonia ricinifolia fand ich nicht, dass die Gabelung, die zur Scheinhauptaxe wird, reichblütiger ist, wohl aber scheint dieses meist bei Begonia manicata der Fall zu sein.

Beachtenswerth für solche sympodial sich entwickelnden Dichasien ist es, dass zwischen den ersten Gabelungen die männlichen Blüten vollständig abortiren oder angelegt nicht zur Entwicklung gelangen oder auch sich abnorm gestalten. Im letzteren Falle stellten sie lang gestielte Becherchen dar, wie sie Figur 8 veranschaulicht; von Sexualorganen ist in ihnen keine Spur nachweisbar. Bei Begonia ricinifolia befinden sich in der Regel erst zwischen den vierten Gabelästen männliche Blüten, bei Begonia manicata meist schon an Gabelungen niederer Ordnung.

Da, wo die sich vertical stellenden Gabeläste reichblütiger sind, ist man genöthigt der Inflorescenz Schraubeltendenz zuzuerkennen, und selbst bei Begonia ricinifolia, bei der jenes gewöhnlich nicht der Fall ist, sind die Gabeläste doch durch ihre größere Länge gefördert (Fig. 6. *Ir*, *IIh*, *IIIl*), so dass also auch die sympodiale Entwicklung der Dichasien mit Schraubeltendenz verbunden ist.

Eine alte, bekannte Thatsache ist es, dass die weiblichen Blüten stets seitlich stehen, während die männlichen die relativen Hauptaxen abschließen. Nie fand ich von Letzterem eine Ausnahme. Duchartre macht in der Einleitung seines Aufsatzes über gefüllte Blüten (Observations sur »les fleurs doubles des Bégonias tubereux, Bull. de la société botanique de »France, tome XXVII, 1880, p. 134 u. ff.) die Bemerkung: »tandis que dans »les cymes triflores, la fleur médiane est d'ordinaire femelle, »les deux latérales étant mâles, l'inverse a lieu chez les Bégo- »nias tubereux, dont chaque cyme offre une fleur mâle entre deux »fleurs femelles«. Da Duchartre im Satz »l'inverse a lieu« hinter »Bégonias« noch »tubereux« setzt, so könnte man aus dieser Bemerkung den Schluss ziehen, dass das »ordinaire« sich auf diejenigen Begonien bezieht, die nicht Knollen besitzen. Dieses hat aber Duchartre wohl sicherlich nicht aussprechen wollen, sondern nur, dass da, wo sonst bei den Phanerogamen dreiblütige Cymen vorkommen, die mediane Blüte eine weibliche ist.

Nach den bisherigen Angaben haben die männlichen Blüten stets zwei Vorblätter, oft auch die weiblichen, bei gewissen Species jedoch fehlen dieselben den letzteren ganz oder es ist nur ein Vorblatt vorhanden. Dabei sind die Vorblätter der männlichen Blüten fertil und diejenigen der weiblichen steril. Diesen Angaben habe ich Folgendes entgegenzuhalten. Begonia Evansiana Andr. (syn. B. discolor Ait. oder Blume) hat an seinen weiblichen Blüten mehr oder weniger ausgebildete Vorblätter. In der Regel erreichen dieselben nicht die Größe der männlichen Blüte, oft aber auch ist kein Größenunterschied vorhanden. In diesem Falle habe ich verhältnissmäßig recht häufig gefunden, dass die Vorblätter der weiblichen Blüte fertil sind, und zwar entweder beide oder nur eins; die in ihrer Axel auftretende Blüte ist stets eine weibliche. Bei einer im Heidelberger Garten mit Begonia Pearcei? bezeichneten Art besitzen die weiblichen Blüten normaler Weise keine Vorblätter. Einmal fand ich aber hier eine Inflorescenz, die eine mediane männliche Blüte besaß und zwei laterale weibliche, von denen die eine Vorblätter hatte, und in der Axel des einen Vorblattes stand eine normale, vorblattlose weibliche Blüte. Ist also auch wohl die Regel die, dass die Vorblätter der weiblichen Blüte steril sind, so ist nach dem Mitgetheilten doch klar, dass Ausnahmen, die bei Begonia Evansiana durchaus nicht selten sind, vorkommen. Hierzu möchte ich noch bemerken, dass ich nicht etwa die Beobachtung an einem und demselben Exemplar von Begonia Evansiana gemacht habe, sondern an etlichen.

Aber noch eine andere interessante Mittheilung habe ich über die Vorblätter zu machen. Es giebt nämlich Species, welchen der beschreibende Systematiker weibliche Blüten mit drei Vorblättern zuschreiben wird. Ich beobachtete drei Vorblätter zuerst bei Begonia semperflorens Link et Otto. Da ich aber hier auch oft nur zwei antraf, so

glaubte ich zuvörderst in jenem Fall einer Ausnahme begegnet zu sein. Bei weiterem Eingehen fand ich bei den Blüten mit zwei Vorblättern dasjenige, welches nicht an der Breitseite des Fruchtknotens, sondern vor dem einen Flügel steht, mehr oder weniger tief eingeschnitten, und ich konnte schließlich die Übergänge bis zur völligen Theilung verfolgen. Es lag die Vermuthung nahe, dass die Trennung vielleicht nur mechanisch durch die scharfe Flügelkante erfolgte, aber bei genauerer Betrachtung der Vorblätter stellte sich heraus, dass ein jedes an beiden Rändern gleichartig mit Zähnchen versehen war, die natürlich die Annahme einer mechanischen Spaltung ausschlossen. Von Begonia semperflorens stand mir kein Material für eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung zur Verfügung. Darauf constatirte ich, dass die weibliche Blüte von Begonia Pavoniana DC. stets drei Vorblätter besitzt. Hier gelang es mir festzustellen, dass nur 2 Vorblätter angelegt werden, das eine aber tritt mit einer bedeutend breiteren Anlage hervor als das andere. Aber wiederum besaß ich nicht hinreichend Material um den Gegenstand weiter verfolgen zu können. Als ich schließlich auch noch bei Begonia cucullata Willd.[1]) drei vollends getrennte Vorblätter antraf, verwandte ich das zu Gebote stehende Material fast ausschließlich zu diesem Zweck. Zwar beobachtete ich nicht Zustände, in denen die Vorblätter als jüngste Höcker soeben erschienen, aber die Zustände waren doch jung genug, um besonders mit Rücksicht auf das bei Begonia Pavoniana Gefundene behaupten zu können, dass nur zwei Vorblätter angelegt werden, und zwar eins an der nach oben gerichteten Breitseite des Fruchtknotens und eins demselben gegenüber vor dem nach unten gerichteten Flügel. Dieses letztere zeigt sehr bald eine Spaltung und auch bei etwas älteren Entwicklungsstadien ist es nicht schwer den basalen Zusammenhang der zwei später links und rechts von jenem Flügel stehenden Vorblätter wahrzunehmen. Auf diese Weise behielte also die Ansicht, dass höchstens zwei Vorblätter vorhanden sind, ihre Gültigkeit, jedoch mit dem Zusatze, dass das eine vor einem Flügel stehende bei einigen Species sich gespalten hat. Bringt auch — wie wir sahen — der Flügel keine mechanische Zerreissung hier zu Wege, so wird doch der mechanische Grund für das Dedoublement des einen Vorblattes in der Anwesenheit des Flügels zu suchen sein, wenigstens erscheint mir diese Erklärungsweise als sehr wohl annehmbar.

Zum Schluss möchte ich noch in Bezug auf die Inflorescenzen bemerken, dass selten Fälle vorkommen, in denen reine Dichasien und Dichasien mit Schraubeltendenz an einer Species gemeinsam auftreten. Wenn die Inflorescenz nicht symmetrisch entwickelt ist, sondern die eine Hälfte reichblütiger ist, als die andere, so findet dieses bei einer und derselben Species ebenfalls mit großer Constanz statt. Dasselbe gilt für die sympo-

---

1) Nachträglich fand ich im Prodromus XV, 1, p. 293, für Begonia cucullata die Angabe von de Candolle: »Bracteae 3 lin. longae, unâ saepe bilobâ latiore«.

diale Umgestaltung der Dichasien. Desshalb wird es von Nutzen sein, wenn man in Zunkunft Bemerkungen hierüber den Diagnosen der Species beifügt, und vielleicht werden derartige Verhältnisse bei der systematischen Gliederung der Familie Berücksichtigung verdienen. Ich möchte auch nicht übergehen, dass die Anzahl der Verzweigungen im Allgemeinen recht constant ist. So fand ich z. B. bei einer großen Zahl von Inflorescenzen der Begonia boliviensis DC. stets nur eine männliche Blüte mit zwei seitlichen weiblichen, bei Begonia fagifolia Fisch. schlossen stets die vierten Axen mit weiblichen Blüten ab, bei Begonia Dregei Otto et Dietr. und Varietäten von Begonia rex Putzeys die zweiten, bei Begonia incarnata Link et Otto die dritten u. s. f. Ist die Zahl schwankend, so bewegt sie sich innerhalb enger Grenzen, so z. B. bei Begonia cucullata Willd. zwischen zwei und drei.

Wir wenden uns nunmehr zur Besprechung der weiblichen Blüte.

Sehr häufig treffen wir bei ihr die Fünfzahl an. Es ist bisher stets für eine solche die »Deckung gewöhnlicher Kelche« angenommen (vgl. Eichler, Blütendiagr. II, p. 454). Dieser Annahme entspricht eine Entstehungsweise nach der $^2/_5$ Spirale. Dabei kann die Blüte vorn- und hintumläufig sein. Eichler behauptete früher a. a. O., dass das Perigon gewöhnlich hintumläufig sei, während Wydler (Pringsheim's Jahrb. X, p. 379) als das gewöhnliche das vornumläufige Perigon annahm. Indessen ist Eichler in dem Aufsatz »Über Wuchsverhältnisse der Begonien (Sitzgsber. der Ges. Naturf. Freunde zu Berlin, Jahrg. 1880, p. 43) der Ansicht Wydler's beigetreten und hat klar gelegt, in welchem Falle die Blüte vorn- resp. hintumläufig sei. Ich habe den Eichler'schen Bemerkungen über diesen Gegenstand nichts hinzuzufügen, da ich bei meiner Untersuchung stets die Verhältnisse den Angaben Eichler's entsprechend fand. Was aber die Deckung anbelangt, so ist diese durchaus nicht immer dachig, sondern in vielen Fällen (z. Th. Begonia incarnata, Dregei, frigida DC., boliviensis, fagifolia, Pavoniana etc.) eine ganz andere. Es sind (Fig. 9) zwei äußere Perigonblätter vorhanden, deren Ränder nach der einen Seite (der oberen) sich einander ohne Deckung mehr oder weniger vollständig berühren, während sie nach der anderen Seite (der unteren) divergiren. Innerhalb dieser zwei äußeren Perigonblätter stehen drei innere, die bei vielen der von mir beobachteten Species sämmtlich nicht die Größe jener erreichen, doch fand ich auch einige Species, bei denen sie gleiche Größe mit den äußeren Perigonblättern besitzen oder sogar größer sind[1]. Von den drei inneren Perigonblättern ist eines meist

[1] De Candolle giebt im Prodromus XV, 1 für die Species Begonia sulcata Scheidw. (p. 288), fagopyroides Kunth et Bouché (p. 289), ulmifolia Humb. (p. 290), dasycarpa DC. (p. 290) u. a. an, dass die weiblichen Blüten derselben auch zwei äußere kleinere und drei innere größere Perigonblätter besitzen. Meist aber lauten die Diagnosen: »Flores feminei: lobi 5, exterioribus majoribus«.

kleiner als die beiden anderen und dieses kleinste steht zwischen den sich einander berührenden oder wenigstens genäherten Rändern der äußeren Perigonblätter, während die zwei anderen in den von letzteren gebildeten größeren Zwischenraum treten. Ihre dem unpaaren kleinsten Perigonblatt zugewandten Ränder sind von den divergirenden Rändern der äußeren Perigonblätter gedeckt und divergiren selbst in entgegengesetzter Richtung, während sich die dem kleinsten Perigonblatt abgewandten Ränder wiederum ohne jede Deckung berühren. So kommt es, dass das Perigon der fünfzähligen weiblichen Blüte durchaus symmetrisch ist. Diese Symmetrie ist in jungen Zuständen stets deutlich und oft auch fällt sie noch bei der geöffneten Blüte stark in die Augen. Mit den drei inneren Perigonblättern alterniren die drei Carpelle. Da, wo diese — wie z. B. bei Begonia Dregei — nicht verschieden ausgebildet sind, wird die Zygomorphie der Blüte nicht gestört. Wird aber das Fach eines Fruchtblattes in einen längeren Flügel ausgezogen, so ist es nicht das in der Symmetrieebene der Blütenhülle gelegene, sondern eins der seitlichen, und zwar das zur Abstammungsaxe gerichtete Fach. Infolgedessen schneidet die Symmetrieebene des Gynöceums die des Perigons unter einem schiefen Winkel. Der längere Flügel ist nach oben gerichtet. Wird auch durch die ungleiche Flügellänge die Symmetrie der ganzen Blüte gestört, so wird man deswegen doch die Blüte symmetrisch nennen, denn bei der Frage, ob eine Blüte radiat, symmetrisch oder asymmetrisch, ist es ja wohl durchgehends Gebrauch, dem Gynöceum keine Beachtung zu schenken; alle Dicotylen-Blüten mit radiatem fünfzähligem Perianth und oligomerem Fruchtknoten wären sonst als symmetrisch zu betrachten. So viel mir bekannt, hat man noch nicht auf die Symmetrie der Blüte der Begoniaceen aufmerksam gemacht, zweifellos aber ist dieses ein Moment, das bei der Frage nach der systematischen Stellung der Familie sehr wohl Beachtung verdient. Ich habe diese Symmetrie, einmal darauf aufmerksam geworden, fast bei allen Begoniaceen, die ich gesehen habe, bemerkt, nur oft in schwächerem Grade, nicht so deutlich und so ausgeprägt wie bei den oben genannten Arten u. a.

Die Abbildung der Hillebrandia sandwicensis Oliv. (Oliver, On Hillebrandia, a new genus of Begoniaceae in Transactions of the Linnean Society, vol. XXV) spricht für eine radiate Ausbildung der Blüte dieser Pflanze, womit freilich noch nicht ausgeschlossen ist, dass auch hier in Wirklichkeit Symmetrie, wenn vielleicht auch nur schwache, vorhanden ist.

Ist die Symmetrie der fünfzähligen weiblichen Begonien-Blüte schon der Betonung werth, so ist noch mehr hervorzuheben, dass hier ein Fall von Querzygomorphismus vorliegt. Soweit ich weiß, ist ein solcher nur sehr selten constatirt worden; gerade aus diesem Grunde wird er zur Beurtheilung der Verwandtschaft nützlich sein können. Ausgeprägter Quer-

zygomorphismus findet sich bekanntlich bei den Fumariaceen. Ich will damit nicht etwa ausgesprochen haben, dass die Begoniaceen mit den Fumariaceen als verwandt zu betrachten seien, aber ich glaube, dass bei der so schwierigen Frage nach der systematischen Stellung jeder Umstand zur Zeit hervorgehoben werden muss, der nur eine Spur von Bedeutung hat. Wenn man jeden kleinen Umstand berücksichtigt und alle diese Bemerkungen sammelt, wird man vielleicht auf den richtigen Weg gelangen; ist dieser einmal betreten, so wird man die falschen Wegweiser ausmerzen können. Ich muss aber trotzdem gestehen, dass ich besonders deswegen die Querzygomorphie von Fumariaceen und Begoniaceen hervorgehoben habe, weil ich allerdings zu dem Glauben hinneige, die Begoniaceen stehen in Beziehung zu dem Verwandtschaftskreise, dem die Fumariaceen angehören.

Ich habe bei Besprechung der Knospenlage der fünfzähligen weiblichen Blüten, wie sie Begonia incarnata und die anderen angeführten Species besitzen, gewissermaßen von zwei Kreisen gesprochen, einem äußeren zweizähligen und einem inneren dreizähligen. Diesen Eindruck macht auch entschieden eine geöffnete Blüte, die deutliche Symmetrie aufweist. Ich habe besonders bei Begonia Dregei und incarnata (Fig. 10) die Entstehungsfolge studirt. Hierbei bin ich zu der Überzeugung gelangt, dass das Zeitintervall, welches zwischen der Entstehung der beiden äußeren Perigonblätter (*I* und *II*) einerseits und der der drei inneren (*III*, *IV* und *V*) andererseits liegt, meist größer ist als das zwischen der Entstehung der zwei äußeren unter sich und auch größer als das zwischen der Bildung der drei inneren. Jedoch auch diese kleineren Zeitdifferenzen sind hier in der Regel bemerkbar, und zwar ist die gesammte Entwicklungsfolge diejenige, welche bisher stets angegeben worden ist, also nach der $^2/_5$ Spirale, und zwar in unseren speciellen Beispielen, Begonia Dregei und incarnata, wie gewöhnlich bei den Begoniaceen, vornumläufig. Würde das Zeitintervall zwischen der Entstehung der äußeren resp. der inneren Perigonblätter aber noch geringer, so würden wir die $^2/_5$ Spirale in zwei Wirtel übergehen sehen, von denen der eine zweizählig, der andere dreizählig wäre. Mitunter schien mir dieses auch bei den soeben genannten Species der Fall zu sein. Bei Begonia Pavoniana konnte ich keine Zeitdifferenz in der Entstehung der beiden äußeren und keine in der der drei inneren Perigonblätter finden, so dass hier und wahrscheinlich auch bei manchen anderen Species zwei wirkliche Wirtel vorliegen.

Mitunter werden fünfzählige weibliche Blüten sechszählig, und das sechste Perigonblatt befindet sich dann in der Lücke, welche die beiden äußeren Perigonblätter bei der fünfzähligen Blüte lassen. Die Symmetrie geht meist hierbei verloren; ich fand die sechszähligen Blüten in der Regel vollkommen radiat, indem die drei äußeren und die drei inneren

Perianthblätter unter sich ganz gleichartig waren, die äußeren aber, wie gewöhnlich, größer und anders gefärbt als die inneren. In solchen Fällen kann von einer Entstehung nach der $^{2}/_{5}$ Spirale nicht die Rede sein. Ist diese bei Begonia Pavoniana in einen zwei- und einen dreizähligen Kreis übergegangen, so ist sie in solchen abnormen Blüten durch zwei dreizählige Kreise vertreten. — Die sechszähligen Blüten, die bei manchen Species constant sich finden, werden in derselben Weise aus der fünfzähligen Blüte entstanden gedacht werden können wie jene abnormer Weise sechszähligen Blüten.

Den Übergang der $^{2}/_{5}$ Spirale in einen zwei- und einen dreigliedrigen Wirtel und das Schwanken zwischen der Zwei- und der Dreizahl in der Blüte treffen wir besonders häufig in den Ordnungen der Rhoeadinae, Polycarpicae und Centrospermae, was ich nicht unerwähnt lassen möchte.

Die männliche Blüte besitzt in der Regel zwei oder vier Perigonblätter und ist alsdann stets symmetrisch. Bei der vierzähligen Blüte entstehen zuerst die zwei äußeren, und zwar gleichzeitig und in Alternanz mit den Vorblättern, darauf, unter sich ebenfalls gleichzeitig, die zwei inneren, die kleiner als die äußeren sind. Mitunter sind sie in den vierzähligen Blüten von verschwindender Größe oder sie werden staminodial. Unzweifelhaft leiten sich die zweizähligen von den vierzähligen Blüten ab, indem die inneren Petalen abortiren oder — worauf später zurückzukommen ist — indem sie sich in Staubgefäße umwandeln. Dafür sprechen die abnormen vierzähligen Blüten, die soeben erwähnt wurden. Dass die Metamorphose oder der Abort die inneren Perigonblätter trifft, dafür spricht und liefert den Beweis die Stellung der zwei verbleibenden Perigonblätter. Nie fand ich sie anders als gekreuzt mit den Vorblättern; wären es mitunter die inneren zwei Blattorgane der vierzähligen Blüte, die allein erhalten bleiben, so müssten sie den Vorblättern superponirt sein.

Oft fand ich, dass bei den vierzähligen Blüten (z. B. bei Begonia incarnata) die zwei äußeren Perigonblätter ebenso wie die zwei ersten Perigonblätter der fünfzähligen Blüte nach der einen und zwar nach derselben Seite divergiren, nur ist diese Divergenz hier viel kleiner. Alsdann erschien von den zwei inneren Perigonblättern (Fig. 11) eins zuerst in der größeren Lücke, und erst etwas später erschien das zweite an der Stelle, nach welcher hin die äußeren Perigonblätter convergent sind. In Folge dieser Verhältnisse scheint mir die Annahme Berechtigung zu haben, dass sich die vierzähligen Blüten von fünfzähligen ableiten, und zwar in der Weise, dass die Divergenz der zwei ersten Perigonblätter geringer wird, das dritte Blatt erscheint in der größeren Lücke wie bei der weiblichen fünfzähligen Blüte, aber es füllt zugleich die Lücke des fünften Blattes vollkommen aus, es entsteht ihm gegenüber das vierte Blatt und das fünfte muss alsdann natürlich fortfallen. Allmählich haben sich die ersten zwei

Perigonblätter gebildet, ohne zu divergiren, also rechtwinklig gekreuzt mit den Vorblättern, was bei der fünfzähligen weiblichen Blüte nicht der Fall ist, und die zwei inneren Blattorgane entstehen simultan. So erhalten wir die vierzählige Blüte, wie sie meist angetroffen wird. Mitunter fand ich bei vierzähligen Blüten dasjenige innere Perigonblatt, welches nach außen gerichtet ist, also das an der Stelle stehende, wo früher die Ränder der zwei äußeren Perigonblätter divergirten, größer als das andere innere Perigonblatt. Fälle dieser Art scheinen mir geeignet für die Ableitung der vierzähligen Blüte aus der fünfzähligen mitzusprechen. Bei Begonia Dregei habe ich beobachtet, dass das nach innen gerichtete Perigonblatt kleiner wird oder ganz verschwindet. Solche dreiblättrige Blüten fand ich bei dieser Species und ihren Varietäten sehr oft, und es wird wahrscheinlich sein, dass wenigstens ein Theil derjenigen Blüten, welche für verschiedene Species als dreizählig angegeben werden, auf diese Weise aus vierzähligen Blüten entstanden sind. Übrigens abortiren bei Begonia Dregei auch oft beide inneren Perigonblätter. An denjenigen Exemplaren, die mir zu Gebote standen, war die Mehrzahl der Blüten vier- oder dreizählig, gewöhnlich aber müssen wohl die zweizähligen häufiger sein, da Klotzsch und de Candolle dahin ihre Angaben machen.

Die erste Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, als ich begann die Begoniaceen zu untersuchen, war die Lösung der Frage nach der Stellung der Staubgefäße zu einander und zum Perianth. Obwohl ich mehr als ein Jahr lang mich dieser Aufgabe in ausgedehntem Maaße gewidmet habe, erhielt ich für viele Species doch nicht der aufgewandten Arbeit entsprechende Resultate. Nur für zwei Species — Begonia manicata und eine mir dem Namen nach unbekannte — gelang es mir die Stellung der Staubblätter zu entziffern. Bei sechszehn anderen Species war meine Bemühung entweder ganz resultatlos oder das Ergebniss war theils unvollständig, theils mehr oder weniger unsicher.

Vor mir haben sich Payer, Hofmeister und Odendall mit diesem Gegenstand beschäftigt. Keinem war es gelungen über die Stellung der Stamina etwas ausfindig zu machen, sie constatirten nur, dass die Entstehungsfolge gewöhnlich basifugal ist. Außerdem hatte Payer (Organog. de la fleur, p. 438) für Begonia eriocaulis (richtiger: B. tomentosa β eriocaulis) gefunden, dass: »les étamines, au lieu de se développer tout autour du mamelon réceptaculaire central, n'apparaissent »d'abord que sur le côté qui regarde la bractée mère et à sa base; puis on »voit l'éruption staminale, si je puis m'exprimer ainsi, gagner peu à peu le »sommet pour redescendre de l'autre côté, en sorte que les étamines nais»sent de la base au sommet ou du sommet à la base, selon que l'on examine »leur développement du côté de la bractée mère ou du côté opposé«. Ähnliches fand Hofmeister (Handbuch I, p. 463) für Begonia heracleifolia. Odendall (Beiträge zur Morphologie der Begoniaceenphyllome, Inaug.-

Dissert., Bonn, 1874) bestritt eine derartige Entstehungsfolge für Begonia Evansiana Andr. — Eine ähnliche ungleichseitige Entstehungsfolge findet sich z. B. bei den Blüten der Papilionaceen und Caesalpiniaceen; bei den Resedaceen hingegen treten die Organe der Blüte auf der zur Axe gekehrten Seite zuerst auf.

Als Regel fand ich, dass die ersten Staubblätter allseitig an der Basis entstehen und dass alsdann die Bildung fernerer Staubblätter gleichmäßig von der Basis zum Scheitel der meist stark convexen Blütenaxe fortschreitet. Begonia heracleifolia Cham. et Schlecht. und tomentosa β eriocaulis untersuchte ich nicht, bezweifle aber durchaus nicht die Richtigkeit der Angaben von Payer und Hofmeister für diese Species. Bei vielen Arten, besonders bei dreien, Begonia Evansiana, incarnata und einer mir wieder dem Namen nach nicht bekannten, bei denen die normale Entstehungsfolge eine gleichseitige ist, fand ich mitunter, dass die Staubgefäße in derselben Art entstehen, wie es Payer für Begonia eriocaulis angiebt.

Ist auch die Entstehung in der Regel gleichseitig, so gilt dieses doch nicht für die weitere Ausbildung der Organe, denn diese ist meist eine ungleichseitige. Ebenso wie bei den betreffenden Species die ersten Staubblätter auf der der Mutterbractee zugewandten Seite sich zeigen, ebenso sind es die auf dieser Seite befindlichen, welche auch bei normaler Entstehungsfolge in der ferneren Entwicklung den übrigen vorauseilen. Es ist dieses Verhalten leicht zu erklären. Da, wo die Blüte der Axe angedrückt ist, werden die Staubblätter in ihrer Entwicklung zunächst gehemmt, während sie auf der entgegengesetzten Seite sich ungehindert fortentwickeln können. Bei mehreren Species sind selbst in der ausgebildeten Blüte die der Mutterbractee zugewandten Staubblätter länger und die Länge nimmt nach der gegenüberliegenden Seite gleichmäßig ab.

Meist also übt die Axe einen Einfluss nur auf die Fortentwicklung der Stamina aus; beginnt dieser Einfluss sehr frühzeitig, so wird er sich auch auf die Entstehung erstrecken, und so ist es zu begreifen, dass bei Species mit gewöhnlich gleichseitiger Entstehungsfolge mitunter und stets bei Begonia heracleifolia und eriocaulis eine ungleichseitige Entstehungsfolge statthat. Freilich ist dabei zu bedenken, dass die umgekehrte ungleichseitige Entstehungsfolge der Organe in der Blüte der Resedaceen, die bisher, wie ich glaube, unerklärt blieb, uns dadurch nur noch räthselhafter wird.

Die Antheren werden bezeichnet als extrorse oder — in seltneren Fällen — als lateral sich öffnende. Bei denjenigen Species, die ich untersuchte, ist die Anlage der Anthere stets so beschaffen, dass ein laterales Öffnen zu erwarten wäre, wenn nicht später in der Regel ein solches Wachsthum des Staubblattes statt hätte, dass die Einschnürungslinien nach der einen Seite hinüberrücken. Die Seite, nach der dieses stattfindet, ist

aber durchaus nicht stets allgemein die dem Centrum der Blüte abgewandte. Wäre dieses der Fall, so wäre auch die Angabe, dass der Begoniaceen-Blüte gewöhnlich extrorse Staubbeutel zukommen, nicht zu berichtigen. Extrorse Antheren finden sich bei Begonia boliviensis, cucullata, Evansiana, frigida, Krameri, rex, sanguinea Raddi, semperflorens u. a. Viele Arten aber besitzen nicht extrorse oder lateral sich öffnende Antheren, so z. B. Begonia heracleifolia Cham. et Schlecht. und heracleifolia γ longipila Lem., imperialis, incarnata, manicata, ricinifolia u. a. Daraus darf aber nicht geschlossen werden, dass nun die Antheren dieser Species sammt und sonders intrors[1]) seien, sondern vielmehr hat hier ein eigenthümliches Verhalten statt, ein Verhalten, welches — so viel ich weiß — bisher bei keiner anderen Familie in dieser Weise gefunden worden ist. Die Antheren sind nämlich in ihrer Gesammtheit weder in- noch extrors und auch nicht lateral sich öffnend, keines dieser Prädicate kann also auf das Andröceum angewandt werden, vielmehr sind diejenigen Antheren, die in der Transversalebene (s. Eichler, Blütendiagramme. I. Th. p. 6) und von dieser aus zur Mutterbractee hin liegen, intrors, die übrigen extrors (Fig. 13 *C*), so dass sich die Antheren sämmtlich noch oben öffnen.

Dass sich die Antheren alle nach einer Seite öffnen, ist eine verbreitete Erscheinung bei Pflanzen mit symmetrischer Blüte, so z. B. bei den Labiaten, bei Gladiolus u. v. a. Aber hier kommt die Stellung durch nachträgliche Drehung der Filamente zu Stande. Bei der Gladiolus-Blüte erleidet das in der Mediane stehende Staubgefäß keine Torsion, während die Filamente der zwei anderen um einen Winkel von 120° gedreht werden, und zwar das rechts von der Mediane stehende im Sinne des Uhrzeigers, das linke umgekehrt[2]).

Von einer entsprechenden Drehung der Filamente ist nun bei den Begoniaceen mit sich nach oben öffnenden Antheren nicht die Rede. Nur diejenigen Staubgefäße, die in der Transversalebene sich befinden, erfahren eine Drehung, an den übrigen ist sie weder direct zu sehen noch durch Längsschnitte festzustellen. Da sich das Sichnachobenöffnen der Antheren schon zeigt, wenn die Filamente noch äußerst kurz sind, so ist auch damit bewiesen, dass eine ursprüngliche, entsprechende Anlage vorhanden ist.

Bei jeder Erscheinung fragen wir nach ihrem Werth, nach ihrem Zweck, insbesondere bei einer, die uns zum ersten Male begegnet. So habe auch ich mir die Frage vorgelegt, welchen Nutzen dieses Sichnach-

1) Als ein Versehen ist wohl anzusehen, wenn Luerssen (Medic. pharmac. Botanik, II. Abth., p. 805) von den Staubgefäßen der Begoniaceen-Blüte berichtet: »Antheren lateral oder introrsmit Längsrissen«!

2) Als ich die Gladiolus-Blüte untersuchte, fand ich stets wie Wydler, dass die Abweichung der Symmetrieebene $^2/_6$ betrug (s. Eichler, Blütendiagr. I, p. 112).

obenöffnen der Antheren für die Pflanze haben kann? Ich habe sie bisher nur bei Pflanzen mit reichblütigen Inflorescenzen gefunden. Die männlichen Blüten stehen so, dass die zwei großen Perigonblätter (bei vierzähliger Blüte also die zwei äußeren) vertical gerichtet sind, das eine nach oben, das andere nach unten; das Andröceum nimmt eine mehr oder weniger genau horizontale Lage ein, und zwar in der Weise, dass jede Anthere sich auf der Oberfläche der horizontal gerichteten Schicht befindet. Dieses letztere wird entweder dadurch erreicht, dass die unteren Staubblätter mit einem längeren Filament als die oberen versehen sind, oder, wenn die Längendifferenz der einzelnen Filamente unerheblich ist, dass sie entsprechend verschieden starke Krümmung besitzen. Die verticale Stellung der zwei großen Perigonblätter kommt zu Stande, indem jedes Blütenstielchen vom Centrum der Inflorescenz aus gerechnet eine Krümmung nach außen macht. Dass dadurch leicht die beschriebene Stellung resultirt, soll Figur 12 verdeutlichen. Dieselbe ist sehr schematisch. In ihr ist die Annahme gemacht, dass zunächst nur männliche Blüten an der Inflorescenz, die die Figur darstellen soll, vorhanden sind. Die Blütenumrisse sind da, wo sich die längsten Staubblätter befinden, am stärksten schattirt. Die Abnahme der Schattirung zeigt die Richtung an, nach der sich die Antheren öffnen.

Die weiblichen Blüten sind entweder hängend oder, wenn anders, sind ihre Narben durch die zwei großen Perigonblätter bedeckt. Dieses hat sicherlich den Werth, dass die monöcische Pflanze vor Selbstbestäubung geschützt wird. Im Allgemeinen wird dieses schon dadurch erzielt, dass die meisten männlichen Blüten ihren Blütenstaub verloren haben oder sogar abgefallen sind, wenn die Narben der weiblichen den Reifezustand erlangen, also durch mit Diclinie verbundene Protandrie.

Aller Wahrscheinlichkeit nach vermitteln die Insecten die Befruchtung. Da jedes Andröceum eine dicke horizontale Fläche darstellt, so wird es einem Insect einen Ruhepunkt gewähren können, und setzt sich nun ein solches auf ein Andröceum, so wird es sich um so mehr mit Blütenstaub beladen, je mehr Antheren sich nach oben öffnen. Der größte Effect wird natürlich hervorgebracht, wenn dieses sämmtliche Staubbeutel thun, d. h., wenn sich nach oben öffnende Antheren vorhanden sind. Das scheint mir die einzig annehmbare Erklärung zu sein und sie hat wohl auch Etwas für sich.

Interessant musste die weitere Frage sein, ob die beschriebene Stellung der männlichen Blüte von äußeren Kräften abhängig ist oder ob die Erscheinung eine sogenannte »innere« Ursache hat. Meine Untersuchungen hierüber stecken noch in den Anfangsstadien. Versuche, die ich bei Ausschluss des Lichtes mit Begonia imperialis anstellte, misslangen, weil die Blütenstände dabei welkten und abfielen. Das Verfahren war etwas roh und, wie sich zeigte, vertrugen es die Pflanzen nicht. Als ich mehrere

Topfpflanzen derselben Species ohne Ausschluss des Lichtes verkehrt stellte, so dass zur Zeit die Antheren der ausgewachsenen Blüten sich nach unten öffneten, stellten sich die neu zur Entfaltung gelangten Blüten so, dass die Antheren wiederum nach oben den Pollenstaub entleerten. Die Blütenstielchen hatten sich gedreht und bei Inflorescenzen, die noch sehr jung waren, als das Experiment angestellt wurde, drehte sich der ganze Blütenstand, so dass die Stiele der einzelnen, späteren Blüten nicht mehr nöthig hatten, selbst die Drehung zu machen. — Die weiblichen Blüten, bei denen die Fruchtknotenfächer ungleich geflügelt sind, haben ihren längsten Flügel stets nach oben gerichtet. Bei jenem Versuch erfuhren nun auch die weiblichen Blüten eine entsprechende Drehung. Da dieser Theil des Fruchtknotens in der Regel ein viel größeres Gewicht hat als die übrigen, so ist dieses eine auffallende Erscheinung, besonders, da ich die Blüten auch dann den längern Flügel nach oben stellen sah, wenn sich nicht die ganze Inflorescenz gedreht hatte, so dass also die Torsion am Stiel der weiblichen Blüte musste stattgefunden haben.

Schon bei Beginn dieses Theiles meiner Abhandlung hatte ich bemerkt, dass meine Bemühungen die Stellung der Staubblattorgane zu enträthseln, keinen völlig befriedigenden Erfolg lieferten. Ich will nunmehr diesen Gegenstand besprechen, so weit mir seine Erörterung zweckmäßig erscheint.

Bei Begonia Pavoniana, deren männliche Blüte vier Perigonblätter besitzt, gelang es mir zu constatiren, dass in den Lücken der vier Perigonblätter zuerst vier Staubfäden erscheinen, also gerade so wie ich es für die ersten Staubblätter in der Blüte der Papaveraceen nachgewiesen habe [1]). Mit den Capparidaceen und Passifloraceen haben sie die Streckung der Blütenaxe gemeinsam. Besonders ausgeprägt ist dieselbe bei Begonia Boliviensis, bei der die Staubfäden an einer langen Säule befestigt sind.

Nachdem die ersten vier Staubblätter bei Begonia Pavoniana erschienen sind, treten vier weitere auf, die mit den ersten vier alterniren. Die Stellung der nun folgenden Staubgefäße habe ich nicht verfolgen können. Der Beginn der Blütenformel für Begonia Pavoniana wäre danach:

$$♂ : P\, 2 + 2 \quad A\, 4 + 4 + \ldots\ldots\ldots \; \overline{G}\, 0.$$

Bereitet bei manchen Species die zuweilen auftretende ungleichseitige Entstehungsfolge Schwierigkeiten für den Nachweis der Staubblattstellung, so ist es bei Begonia Pavoniana ein anderer Umstand. Die Basis der Blütenaxe nimmt mitunter die Form eines Trapezes an, von dessen parallelen Seiten die kleinste nach außen gekehrt ist (Fig. 13). Nur einmal fand ich hierbei die Stellung der Staubgefäße normal, während sie gewöhnlich bei so umgestalteten Blüten regellos war. Oft fand ich, wie es

1) Engler's botan. Jahrb., II. Bd., 4. Heft 1881.

auch Figur 13 zeigt, da, wo der größte freie Raum war, zwei Staubgefäße für eins, die mehr oder weniger zusammenhingen, also wohl durch Dedoublement entstanden waren. Ich möchte hierbei bemerken, dass ich auch sonst sehr häufig bei vielen Species Anzeichen vom stattgehabten Dedoublement vorfand.

Bei Begonia Pavoniana fand ich auch männliche Blüten, die nur zwei Perigonblätter besaßen, an Stelle der zwei inneren standen zwei Staubblätter und darauf folgten in normaler Stellung vier Staubgefäße. In einer Blüte traf ich zwischen den zwei äußeren Perigonblättern auf der einen Seite ein Staubgefäß, auf der anderen ein Perigonblatt.

Bei Begonia cucullata Willd. traten ebenfalls zuerst vier Staubblätter in den Lücken der vier Perigonblätter auf und darauf vier mit jenen alternirend. In einem Falle fand ich eine Anlage mit zwölf Staubblättern, die drei alternirende Kreise darstellten. Die vier Staubblätter des dritten Kreises waren vier ausnehmend große Höcker. Ältere Zustände zeigten mir im dritten Kreise acht Staubgefäße, die in Rücksicht des soeben angeführten Falles durch Dedoublement aus vier entstanden gedacht werden können; dabei wies der vierte Kreis ebenfalls acht Staubblätter auf, bei denen die Annahme, dass sie ebenfalls vier dedoublirte Organe darstellen nicht zulässig ist, weil die zweimal acht Staubgefäße der beiden Kreise mit einander alternirten. Am wahrscheinlichsten ist für diese Species die Blütenformel:

$$♂ : P\ 2 + 2\ A\ 4 + 4 + 4^2 + 8\ \overline{G}\ 0.$$

Auch bei zwei anderen, mir unbekannten Arten fand ich die Stellung entsprechend:

$$♂ : P\ 2 + 2\ A\ 4 + 4 + \ldots\ldots\ \overline{G}\ 0.$$

Bei Begonia frigida[1]) traf ich einen Fall an, in welchem zuerst acht Staubblätter paarweise in den Lücken der vier Perigonblätter sich zeigten, jedoch scheint auch hier die Bildung von vier einfachen Staubblättern das Normale zu sein. Ich glaube, dass diese Species mir späterhin mehr positive Resultate liefern wird, weil die Staubblattanzahl hier eine sehr geringe (meist zehn) ist. Begonia frigida ist überhaupt eine sehr interessante Pflanze, weil sie die verschiedensten Abänderungen zeigt. Ich fand z. B. weibliche Blüten, denen folgende Formeln zukommen würden.

Normal[2]): $♀ : P\ 2 + 3\ A\ 0\ \overline{G}(3)$,

Abnorm: $♀ : P\ 2 + 2\ A\ 0\ \overline{G}(2)$,

1) Von Begonia frigida stand mir geeignetes Material in sehr spärlichem Maaße zu Gebote, indem ich die Pflanzen aus den botanischen Gärten aus Marburg und Berlin in einem Stadium erhielt, in welchem die Blütenstände bereits zu sehr in der Entwicklung vorgerückt waren und ich beim nächsten Blühen die richtige Zeit verpasste.

2) Nach DE CANDOLLE (Prodromus XV, 1, p. 387):

$$♀ : P\ 3\ A\ 0\ \overline{G}\ (3)!$$

♀ : $P\,2 + 2\ A\,0\ \overline{G}(4)$,
♀ : $P\,3 + 3\ A\,0\ \overline{G}(3)$,
♀ : $P\,3\quad A\,0\ \overline{G}(3)$,
♀ : $P\,?\quad A\,0\ \overline{G}(5)$.

Im letzteren Fall waren zwei Fächer des Fruchtknotens steril, drei fertil. Bei den Blüten mit $\overline{G}\,4$ alternirten die Carpelle mit den vier Perigonblättern und sie waren sämmtlich fertil. Bei Blüten mit $\overline{G}\,2$ kreuzten sich die Carpelle mit den inneren Perigonblättern. Bemerkenswerth ist noch, dass ganz verschiedenartige Blüten an einer und derselben Inflorescenz sich zeigen. Curtis[1]) hat von einer abnormen Blüte der *Begonia frigida* eine Abbildung gegeben, die folgender Formel entsprechend ist:

☿ : $P\,2 + 2\ A\,4\ \underline{G}\,(4)$.

Es alternirten mit den vier Perigonblättern vier Staubblätter und mit ihnen vier Fruchtblätter, die noch überdies einen *oberständigen* Fruchtknoten bildeten.

Da mir junge Stadien von männlichen Blüten der *Begonia frigida* nicht in hinreichendem Grade zur Verfügung standen, so versuchte ich an den ausgebildeten Blüten meine Studien zu machen. Von diesen besaß ich genügendes Material. Gewöhnlich fand ich zehn Staubgefäße vor, auch acht, mitunter neun, elf und zwölf, sehr selten weniger als acht oder mehr als zwölf. Die Anzahl zehn scheint also wohl das Normale zu sein. Darauf hin, dass ich in einigen Fällen vier in den Lücken der vier Perigonblätter fand, bin ich geneigt eine folgender Formel entsprechende Stellung für *Begonia frigida* anzunehmen:

♂ : $P\,2 + 2\ A\,4 + 4 + \cdot 2 \cdot\ \overline{G}\,0$.

Die ausgebildete Blüte lässt eine solche Annahme sehr wohl zu.

Bei *Begonia Evansiana* Andr. erschwert die auftretende ungleichseitige Entstehung der Staubblätter die Untersuchung. Es gelang mir hier nicht die Stellung der ersten Staubblätter zu erkennen, da sie fast zu derselben Zeit in großer Zahl auftreten. An der Spitze des jungen, vollkommen angelegten Andröceums aber fand ich oft neun Staubgefäße, 4 + 4 und genau im Centrum 1. Die unvollständige Blütenformel könnte danach lauten:

♂ : $P\,2 + 2\ A \ldots\ldots + 4 + 4 + 1\ \overline{G}\,0$?

Begonia manicata Brongn., die eine von den zwei Species, die befriedigende Resultate lieferten, besitzt zwei Perigonblätter, die Zählung der Staubgefäße in sechsundfünfzig Blüten hatte folgendes Resultat:

1) Bot. Mag. Bd. 86, Tafel 5160.

1 = 4,	6 = 10,
8 = 7,	26 = 9,
14 = 8,	1 = 11.

Bei der mikroskopischen Untersuchung traf ich sehr häufig 7 an, oft auch 9 und 11. Zuerst treten hier (Fig. 14 *A*) zwei Staubblätter an derjenigen Stelle auf, wo sich sonst die zwei inneren, kleineren Perigonblätter finden. Ich halte es für durchaus wahrscheinlich, dass diese zwei Staubblätter umgewandelte Perigonblätter darstellen, besonders mit Rücksicht auf die oben erwähnten Abnormitäten. Auch fand ich einmal hier eine Blüte, in der das eine dieser zwei Staubblätter petaloid geworden war. Es läge hier also etwas Analoges vor wie bei der Gattung Bocconia, wesshalb ich schon in der vorher citirten Abhandlung auch Begonia als wahrscheinliches Beispiel für Umwandlung von Perianthblättern in Stamina anführte.

Nach Bildung der ersten zwei erscheinen vier Staubblätter in den Lücken, welche jene und die zwei Perigonblätter bilden. Mit Annahme der theilweisen Perigonmetamorphose ist also die erste Entstehungsfolge und Stellung der Blütenorgane die von Begonia Pavoniana u. a.:

Beg. Pavoniana = ♂ : S 2 + 2 A 4 . . .,
Beg. manicata = ♂ : S 2 + (=A) 2 A 4 . . .

Bis hierher stimmten alle bei Begonia manicata gemachten Beobachtungen überein, von nun an aber treten Verschiedenheiten auf, die sich jedoch durchaus nicht widersprechen.

1. Es werden nur sieben Staubgefäße angelegt.

Alsdann erscheint in der Mitte der vier Stamina ein einzelnes, das die gerade Fortsetzung der Blütenaxe bildet (Fig. 14 *B*). Ob dieses letzte Organ der Blüte nun ein axiles Staubgefäß ist oder ein terminales Blatt oder ob seine Stellung durch die Annahme zu erklären ist, dass es bei der Urbegonie seitlich stand, lasse ich dahingestellt. Meine unmaßgebliche Meinung über axile Blattgebilde möchte ich aber dennoch aussprechen. Ich vermag nicht einzusehen, wesshalb der Scheitel eines Stammorganes, nachdem die letzten Seitenorgane gebildet sind, wesshalb nicht der Scheitel selbst zu einem den letzten Seitenorganen analogen Gebilde auswachsen soll? Wenn diejenigen Zellen, die aus den am Scheitel liegenden hervorgingen, die Eigenschaft erlangen können, etwas anderes als ein Stammgebilde zu erzeugen, wesshalb sollen die den Scheitel selbst einnehmenden Zellen diese Fähigkeit nicht zu erwerben vermögen? Das Factum, dass es gewöhnlich nicht der Fall ist, kann unmöglich als Grund gelten. Es kommt mir vor, als ob die uralte und bis vor verhältnissmäßig kurzer Zeit unangefochtene Ansicht, dass ein Blatt stets ein seitliches Organ des Stammes ist, zum Dogma geworden ist, an dem kein Mensch rütteln darf, auch wenn jeden Tag ein neuer Fall entdeckt werden würde

und in's Feld geführt werden könnte. Congenitale Verschiebung und axiles Staubgefäß sind die Schlagwörter, mit denen das Dogma vertheidigt wird. So lange wie wir vollkommene Ignoranten über die Vorgänge sind, welche statthaben müssen, damit bestimmte Zellen bestimmte Functionen übernehmen, so lange ist, meine ich, auch sehr wohl denkbar, dass es axile Blätter giebt. Es vermag auch der Umstand kein Grund zu sein, dass damit alles Definiren von Stamm und Blatt aufhört. Es kann unmöglich Aufgabe der Wissenschaft sein, einer correcten Definirung zu Liebe einem Organ, das durchaus den übrigen gleich gebaut ist und überdies auch dieselben Functionen hat, einen anderen Namen zu geben. Eine solche Lösung gleicht nur dem Zerschneiden des gordischen Knotens.

2. Es werden neun Staubgefäße angelegt.

Alsdann entstehen nach den 2 + 4 Staubblättern zwei vor den Perigonblättern und zwischen ihnen wieder das eine central gestellte.

3. Es werden elf Staubgefäße angelegt (Fig. 14 *C*).

In diesem Falle entstehen zuerst $2 + 4 + \underset{\cdot}{\dot{2}}$, wie im zweiten Fall, aber darauf zwei mit den letzten zwei alternirend und in ihrer Mitte nun wieder das eine.

Wir haben also folgende drei Fälle zu unterscheiden:

1. ♂ : $P\ 2 + (= A)\ 2\ A\ 4 + 1\ \overline{G}\ 0$,
2. ♂ : $P\ 2 + (= A)\ 2\ A\ 4 + \underset{\cdot}{\dot{2}} + 1\ \overline{G}\ 0$,
3. ♂ : $P\ 2 + (= A)\ 2\ A\ 4 + \underset{\cdot}{\dot{2}} + \cdot 2 \cdot + 1\ \overline{G}\ 0$.

Mitunter fand ich auch Blütenanlagen mit acht und zehn Staubgefäßen, wo entweder das centrale fehlte oder ein anderes abortirt war.

Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei Begonia manicata traf ich bei der anderen Species, deren Untersuchung ebenfalls zu einem für mich unzweifelhaften Resultat führte. Leider ist mir ihr Name nicht bekannt. Ich fand sie in einem Privatgarten in Nizza vor, untersuchte sie während der Osterferien an Ort und Stelle, war aber bisher nicht im Stande sie zu bestimmen. Sie besaß, wie Begonia manicata, in ihrer männlichen Blüte zwei Perigonblätter. Wie dort entstehen zuerst mit diesen alternirend zwei Staubgefäße, darauf vier, denen sich noch mehrere, in der Regel vier, Staubblattkreise anschlossen. Auch hier fand ich in der Mitte der letzten vier Staubblätter ein centrales, doch würde ich zur Gewissheit ohne Kenntniss der Verhältnisse, die bei Begonia manicata obwalten, nicht gelangt sein, da der vielen Staubgefäße wegen die Feststellung schwieriger ist und auf Verschiebung und Abort anderer Staubgefäße zurückgeführt wnrden könnte. Dasselbe gilt für Begonia Evansiana, bei welcher ich an das Ende der Andröceum-Formel ebenfalls die Zahl Eins setze.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich eine recht merkwürdige Abnormität erwähnen, über die Duchartre in dem bereits citirten Aufsatze berichtet.

Er fand gefüllte weibliche Blüten, deren Perigonblätter um so mehr und um so vollkommener den Character von Narben trugen, je näher sie sich dem Centrum der Blüte befanden. Zu innerst stand eine zahlreiche Gruppe von wirklichen Griffeln und das Centrum selbst wurde eingenommen von — einem einzigen Staubgefäß! — Duchartre beschreibt auch a. a. O. gefüllte männliche Blüten. Es ist aus solchen Füllungen nichts für die Stellung der Staubblätter zu entnehmen, wenigstens gelang mir dieses nicht und auch Herr Professor Eichler bemühte sich, wie er mir freundlichst mittheilte, hierin vergeblich. Duchartre will die Füllung theilweise auf Spaltung der inneren Perigonblätter zurückführen. Er ist dazu genöthigt fünffache Spaltung in Anspruch zu nehmen, und dieses erscheint mir doch etwas bedenklich!

Die Formel für die in Nizza untersuchte Begonie ist nach dem Mitgetheilten:

$$♂ : P\ 2 + (= A)\ 2\ \ A\ 4 + 4 + 4 + 4 + 4 + 1\ \ \bar{G}\ 0.$$

Alle bisher besprochenen Species stimmen darin überein, dass die ersten Organe der Blüte entstehen entsprechend:

$$2 + 2 + 4 + \ldots\ldots$$

Auch noch von anderen Species, die ich untersuchte, glaube ich, dass die Entstehungsfolge eine gleiche ist, aber für diese sind die Untersuchungen zu unvollkommen, als dass ich hier auf sie eingehen dürfte. Nur für Begonia ricinifolia A. Dietr., welche Species männliche Blüten mit zwei Perigonblättern besitzt, will ich noch bemerken, dass ich bald auf P 2 folgend A 2 fand, bald A 3 oder A 4, und scheinen hier die Zahlen drei und vier durch Verdoppelung des einen, resp. der zwei A zu entstehen. Weiteres als:

$$\left.\begin{array}{r} ♂ : P\ 2 + (= A)\ 2\ \ \ A\,? \\ \text{oder: } ♂ : P\ 2 + (= A)\ 2^2\ \ A\,? \end{array}\right\}\ ?$$

hier festzustellen, gelang mir nicht (s. Zusatz 2).

Einen anderen Typus in Bezug auf das Andröceum gehören die Species Begonia fagifolia Fisch. und incarnata Link et Otto an. Wiederum könnte ich andere Namen hinzufügen, wenn ich nicht selbst berechtigte Zweifel über die Zugehörigkeit der betreffenden Species zu diesem zweiten Typus hegte. Jene zwei Species haben eine vierblättrige männliche Blüte. Auch bei ihnen schien mir mitunter ein erster vierzähliger mit dem Perigon alternirender Kreis aufzutreten, meist aber stand nur auf der einen Seite zwischen je einem äußeren und dem betreffenden inneren Perigonblatt je ein Staubgefäß, während auf der anderen Seite die entsprechenden Lücken nicht ausgefüllt waren, sondern ein drittes Staubblatt vor dem inneren Perigonblatt sich befand. Dieses dritte erschien mit den anderen zwei gleichzeitig, so dass also ein erster drei-

zähliger Kreis vorhanden war. Ich muss nothwendigerweise hierzu bemerken, dass ich nicht im Stande war festzustellen, ob jenes innere Perigonblatt nach außen oder innen gerichtet war. Bei Blütenanlagen, die bereits Staubgefäße angelegt haben, gelingt es nicht die Stellung der Blüte zur Axe festzustellen, weil durch die nöthigen feineren Schnitte der Zusammenhang der einzelnen Blüten mit der Axe aufgehoben wird. Die Dreizahl zeigte auch der zweite Kreis, aber in ihm standen jetzt auf der Seite, wo der erste Kreis ein Organ besaß, zwei und auf der anderen, wo zwei existirten, eins. Die Blütenformel beginnt also folgendermaßen:

♂ : P 2 + 2 A 3 + 3 . . . . . .

Die Entstehung weiter zu verfolgen gelang mir nicht. Die Frage, woher hier die Dreizahl des Andröceums stammt, möchte ich in nachstehender Weise zu beantworten versuchen.

Ich erwähnte, dass bei der vierzähligen männlichen Blüte die zwei äußeren Perigonblätter ebenso divergiren wie die zwei ersten Perigonblätter der fünfzähligen weiblichen Blüte. Dieses fand ich auch bei der einen jener zwei Species, deren Andröceum mit 3 + 3 beginnt, bei Begonia incarnata. Aus jenem Umstand folgerte ich, dass sich die vierzählige männliche Blüte von einer fünfzähligen ableite. Nehmen wir desshalb an, die vierzählige Blüte von Begonia incarnata und fagifolia war ursprünglich fünfzählig und entstand nach der $^2/_5$ Spirale; diese ging über in einen zwei- und einen dreizähligen Wirtel:

♂ : P 2 + 3;

alsdann werden die Staubgefäße sehr wohl in dreizähligen Kreisen entstehen können:

♂ : P 2 + 3 A 3 + 3 . . . .

Die zwei äußeren Perigonblätter divergirten darauf weniger, zwischen ihnen erschien beiderseits nur ein Perigonblatt:

♂ : P 2 + 2,

aber die Stellung der Stamina blieb nun bei den Species des zweiten Typus unverändert. Die Fälle, in denen ich auch bei diesen Species den ersten Kreis viergliedrig antraf, zeigen, dass auch hier Neigung vorhanden ist, die ehemalige Stellung der Staubgefäße aufzugeben und dieselben in einer Weise entstehen zu lassen, die dem dargebotenen Raume entsprechend ist. Normaler Weise aber sind die zwei ersten Kreise dreizählig. Der Haken der Erklärung ist nur leider der, dass ich nicht feststellen konnte, welches innere Perigonblatt es ist, vor dem das einzelne Staubblatt des ersten Kreises steht. Möglich ist, dass sich jenen dreizähligen Kreisen sechszählige anschließen. Die Formel für den zweiten Typus wäre alsdann:

♂ : P 2 + 2 A 3 + 3 + (?) 6 + 6 + ... $\overline{G}$ 0.

Viele unter dem Mikroskop studirte Blütenanlagen lassen sich darauf zurückführen. Trotzdem verdient die Formel das ihr beigegebene Fragezeichen. Vielleicht gelingt es mir in Zukunft bei Untersuchung anderer Arten das Fragezeichen fortzuschaffen.

Dass einem fünfzähligen Perigon dreizählige Staubblattwirtel folgen, ist nichts Unerhörtes. Ich erinnere nur an die Polygonaceen, von welchen Polygonum tartaricum ein Beispiel liefert[1]).

Die bei der Untersuchung des Andröceums erhaltenen Resultate möchte ich noch einmal übersichtlich zusammenstellen:

B. Pavoniana:	P 2 + 2	A 4 + 4 + ... $\bar{G}$ 0,
B. cucullata:	P 2 + 2	A 4 + 4 + 4^2 + 8 . . . . $\bar{G}$ 0,
B. ?	P 2 + 2	A 4 + 4 + ... $\bar{G}$ 0,
B. ?	P 2 + 2	A 4 + 4 + ... $\bar{G}$ 0,
B. frigida:	P 2 + 2	A 4 + 4 + ·2· . . . . . . $\bar{G}$ 0,
B. Evansiana:	P 2 + 2	A . . . . . + 4 + 4 + 1 $\bar{G}$ 0,
B. manicata (3. Fall):	P 2 + (= A) 2	A 4 + $\dot{\underset{\cdot}{2}}$ + ·2· + 1 . . . . $\bar{G}$ 0,
B. ? (Nizza):	P 2 + (= A) 2	A 4 + 4 + 4 + 4 + 4 + 1 $\bar{G}$ 0,
B. ricinifolia:	P 2 + (= A) 2^2	A . . . . $\bar{G}$ 0,
B. incarnata:	P 2 + 2	A 3 + 3 + (?) 6 + 6 + . . $\bar{G}$ 0,
B. fagifolia:	P 2 + 2	A 3 + 3 + (?) 6 + 6 + . . $\bar{G}$ 0,

Dass solche Verschiedenheiten bei Arten einer und derselben Gattung statthaben, ist in einer Familie wie der der Begoniaceen nicht auffallend, da wir ja auch im Perianth große Mannigfaltigkeit beobachten.

Der männlichen Blüte von Hillebrandia Sandwicensis Oliv. kommt vermuthlich folgende Diagrammformel zu:

♂ : S 5 C 5 A 5 + ... $\bar{G}$ 0,

Und diese würde einen dritten Typus darstellen. In der weiblichen Blüte von Hillebrandia finden sich perigynische Drüsen, welche als Staminalrudimente angesprochen werden können. Mit einer solchen Annahme und mit Berücksichtigung der innerhalb der Gattung Begonia beobachteten Abnormitäten kann man die Blüte der Begoniaceen als ursprünglich hermaphrodit betrachten.

In das Vorangegangene sind meine Ansichten über die Ableitung der verschiedenen Typen, die sich von dem Perianth aufstellen lassen, schon theilweise eingestreut. Soeben erst habe ich die Meinung ausgesprochen, dass ich glaube Hillebrandia sei als ursprünglich hermaphrodit anzusehen. Es ist dieses nicht eine neue Ansicht von mir, sondern ich folge darin der Muthmaßung von Oliver und Eichler. Ich will nunmehr die

---

1) Eichler, Blütendiagr., Th. II, p. 72, Fig. 30 *D*.

Frage aufwerfen, ob wir die verschiedenen Typen des Perianths von dem der Hillebrandia ableiten können, doch zuvor, ob wir dazu Berechtigung haben? Es lässt sich wenig oder vielleicht nichts Positives anführen, das dazu dienen könnte, die letztere Frage bejahend zu beantworten, aber ich wüsste auch keinen Umstand, der uns zwingen könnte, sie zu verneinen.

Etwas, das dafür sprechen könnte, dass der Urtypus der Begoniaceen noch am besten durch Hillebrandia sandwicensis repräsentirt sei, ist die Fünfzahl ihrer Blüte. Unzweifelhaft sind die Begonien dicotyl und man ist ja geneigt, von denjenigen Dicotyledonen, welche nicht fünfzählige Blüten besitzen, anzunehmen, dass auch ihnen ursprünglich solche zukamen. Sind die perigynen Drüsen in der weiblichen Blüte wirklich als verkümmerte Stamina zu deuten, so gewinnt dadurch entschieden meine Ansicht, denn alsdann ist man gezwungen auch anzunehmen, dass die ganze Familie ursprünglich hermaphrodit war, weil wohl vorkommt, dass in hermaphroditen Blüten die eine Art der Sexualorgane abortirt, nicht aber, dass in ursprünglich diclinen Blüten das ergänzende Geschlecht plötzlich auftritt. Ich habe wenigstens nie z. B. gehört, dass bei Coniferen in männlichen Zapfen Samenknospen oder in weiblichen Staubbeutel sich zeigen. Daher hätte man zu der vorgebrachten Ansicht nicht nur desshalb Grund, weil Hillebrandia zwei fünfzählige Perianthkreise besitzt, sondern auch, weil in der weiblichen Blüte Rudimente von Staubblättern nachweisbar sind. Zur Lösung der Frage nach der Berechtigung meiner Ansicht kann vielleicht auch beitragen, wenn man die geographische Verbreitung der einzelnen Begonien-Species genau studirt. Ist man im Stande das Vegetationscentrum zu bestimmen, so würden die größten Abweichungen von Hillebrandia wahrscheinlich an den entferntesten Punkten von jenem zu suchen sein und müssten dort angetroffen werden, falls die Ansicht eine richtige ist. Um aber die Lage des Vegetationscentrums mit einiger Sicherheit feststellen zu können, wird wiederum erst voraussichtlich die Paläontologie Dienste leisten müssen, und dazu ist zunächst wenig Aussicht. Wie mir Herr Professor Oswald Heer gütigst mittheilte, ist bis heute keine fossile Begoniacee gefunden worden, obgleich wohl gerade die Begoniaceen sehr geeignet sind charakteristische Abdrücke zu hinterlassen. Dass sie noch aufgefunden werden, scheint mir nicht fraglich, denn meiner Meinung nach gehören die Begoniaceen mit zu den ältesten Familien der Dicotyledonen. Der Grund des bisherigen Nichtauffindens ist sicherlich der, dass gerade jene Gebiete, in denen die Begoniaceen zu Hause sind, am wenigsten paläontologisch durchforscht wurden.

Ist die Frage nach der Berechtigung der Annahme, dass der Urtypus in Hillebrandia am besten erhalten sei, direct zunächst weder bejahend noch verneinend zu beantworten, so wird doch die Bejahung der

Frage alsdann Wahrscheinlichkeit erlangen, wenn es gelingt, die übrigen Typen von Hillebrandia abzuleiten.

Wir haben Blüten mit zwei-, drei-, vier-, fünf-, sechs-, acht- und zehnzähligem Perianth[1]. Das zehnblättrige besitzt Hillebrandia. Es sind in ihr zwei alternirende fünfzählige Kreise vorhanden. Ihnen folgen viele Staubblätter resp. fünf mit den inneren Perigonblättern alternirende Carpelle. Die beiden Kreise wird man als Kelch und Krone auffassen können. Die Kronblätter sind erheblich kleiner als die Kelchblätter; ursprünglich mögen sie dieselbe Größe gehabt haben. Sind sie schon bei Hillebrandia klein, so abortiren sie schließlich, und auf diese Weise entsteht die fünfzählige Blüte, wie wir sie bei so vielen Species als weibliche Blüte antreffen. Die Blütenhülle wäre demnach bei der Gattung Begonia als Kelch aufzufassen und werde ich von nun an diese Bezeichnungsweise für den Ausdruck »Perigon« benutzen. In welcher Weise die vierzählige Blüte von jener abzuleiten ist, wurde bereits besprochen, und ebenso ist auseinandergesetzt die Entstehung der zweizähligen aus der vierzähligen Blüte. Bei Begonia Dregei u. a. finden wir häufig von den vier Kelchblättern nur drei, und ich stelle es desshalb als wahrscheinlich hin, dass sich wenigstens ein Theil der Species mit dreizähliger Blüte auf diese Weise von den Arten mit vierzähliger Blüte ableiten lasse. Möglich ist auch, dass die dreizähligen Blüten entstehen, indem die zwei äußeren Kelchblätter der fünfzähligen Blüte abortiren, besonders, da wir bei manchen Species diese verhältnissmäßig klein antreffen. Freilich ist dies so lange eine Hypothese, bis nicht durch die Stellung der drei Perigonblätter die Ansicht bestätigt worden ist. Übrigens ist durchaus nicht nöthig, dass man die vierblättrige Blüte stets durch Abort des fünften Kelchblattes entstanden sich denkt. Sehr häufig sind bei einer fünfzähligen Blüte Blatt 3 und 5 mehr oder weniger vollständig verwachsen, so dass auch durch congenitales Verwachsen dieser zwei Blütenorgane die Vierzahl aus der Fünfzahl hervorgegangen sein kann. Dabei schließt der eine Fall den anderen nicht aus und hätten wir danach bereits zwei Arten von vierzähligen Blüten zu unterscheiden. Bei den dreizähligen Blüten haben wir zwei Arten der Möglichkeit der Bildung schon kennen gelernt. Eine dritte Art machen Vorkommnisse wahrscheinlich, die man bei Begonia cucullata und anderen Species bemerken kann. Hier fand ich sehr häufig Blatt 1 und 3 sowie Blatt 2 und 5 verwachsen. Würde die Verwachsung vollständig werden, so würde aus einer fünfzähligen Blüte eine dreizählige resultiren.

Bei Species, die normaler Weise eine fünfzählige, weibliche Blüte besitzen, fand ich oft eine sechszählige, in der fünf Kelchblätter die normale Lage zu einander einnahmen, während ein sechstes sich in die

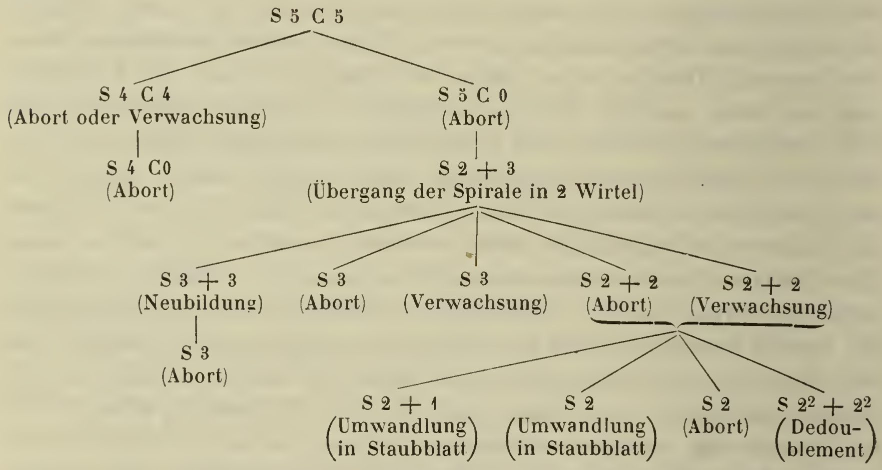
---

1) De Candolle führt (Prodromus, XV, 1, p. 392) auch eine Species, Begonia asplenifolia Hook. f., auf, deren weibliche Blüte nur ein einziges Perigonblatt besitzt: »Flores feminei: lobo unico«.

größere Lücke der zwei äußeren Kelchblätter eingestellt hatte. Die Symmetrie der Blüte war dabei meist vollkommen verloren gegangen, die Blüte war radiat geworden. In derselben Weise werden sich die sechszähligen Blüten von den fünfzähligen ableiten lassen. Denkbar ist alsdann wieder, dass aus solchen sechszähligen Blüten dreizählige hervorgehen.

Schließlich auch noch eine Blüte mit acht Perigonblättern von einem der vorigen Typen abstammen zu lassen, kann nicht schwer fallen. Achtzählige Blüten sind recht selten. Vielleicht, dass sie aus einer vierzähligen durch Dedoublement entstehen oder direct aus der Blüte von Hillebrandia sandvicensis durch Abortiren je eines Organs in Kelch und Krone resp. durch Verwachsung je zweier Kelch- und Kronblätter. Solche achtzähligen Blüten könnten alsdann auch in vierzählige übergehen.

Danach würde sich folgendes Schema für die Ableitung aufstellen lassen:



Im Großen und Ganzen enthält das Schema recht viel Hypothetisches, oder deutscher ausgedrückt, recht viel des Unberechtigten. Für manche Ableitung aber liegen Gründe vor, und es muss die weitere Aufgabe sein den Nachweis für das Vorhandensein sämmtlicher Typen zu führen resp. darzuthun, dass der eine oder der andere in der Familie nicht vertreten ist, oder schließlich, dass noch andere Typen existiren. Ich glaube kaum, dass die Ableitung aus einem Urtypus weniger Schwierigkeit macht, wenn man eine andere Art der Hillebrandia als Ausgangspunkt vorziehen würde. Hat man aber ein Schema für die Ableitung der verschiedenen Typen aus einem Grundplan mit hinreichender Berechtigung aufgestellt, was heute noch nicht möglich ist, so wird es auch an der Zeit sein, diese Verhältnisse bei der systematischen Gliederung der Familie ebenfalls zu berücksichtigen, denn es ist klar, dass, wenn z. B. verschiedenartige dreizählige Blüten existiren, man die betreffenden Arten nicht der Dreizahl

wegen ohne Weiteres zusammenstellen darf; man wird vielmehr vorher über die Art, wie die dreizählige Blüte aus einer anderszähligen entstand, orientirt sein müssen.

Und was endlich die alte, unerledigte, schon eingangs besprochene Frage nach der systematischen Stellung der Familie betrifft, so kann ich mich des Gedankens nicht erwehren, den schon Robert Wight und Klotzsch geäußert haben, dass heute überhaupt keine einigermaßen nahe Verwandten, wie es für die meisten anderen Familien der Fall ist, vorhanden sind. Ihre Verwandten sind bei den ausgestorbenen Vorfahren zu suchen. Damit ist freilich jene Frage nicht entfernt hinreichend beantwortet, denn man wird alsdann anfangen müssen nach denjenigen Pflanzengruppen zu forschen, welche sich von denselben Ureltern ableiten. Mag auch die Abzweigung noch so früh entstanden sein, irgendwo muss sie stattgefunden haben, und dieses Wo? bildet den Kern der neuen Frage. Man scheint damit nichts gewonnen zu haben, das Problem erscheint nur noch schwieriger und seine Lösung in noch weitere Ferne hinausgerückt, weil wir alsdann nicht nur die Gegenwart, sondern auch die in solchen Punkten oft sehr dunkle Vergangenheit zu durchwandern gezwungen sind. Aber ich könnte eine derartige Ansicht nicht theilen. Man hat mit obiger Annahme nicht mehr nöthig den Versuch fortzusetzen, die Begoniaceen in irgend eine Abtheilung mit Gewalt hineinzupressen. Wie bekannt ist und (zum Überfluss vielleicht) noch besonders in der Einleitung dieser Arbeit hervorgehoben ist, scheiterten alle darauf bezügliche Versuche. Durch den Eintritt der Begoniaceen wird sofort in den betreffenden Gruppen des Pflanzenreiches die Harmonie gestört, die sonst wohl in ihnen vorhanden ist. Die Familien einer Ordnung verlangen mindestens eine sehr viel größere Übereinstimmung als sie den Begoniaceen mit irgendwelchen Gruppen zukommt. Die Consequenz der Anerkennung dieses Satzes ist, sie keiner Ordnung einzuverleiben. Es ging dem Systematiker mit manchen anderen Familien analog. Cucurbitaceen und Cacteen z. B. wanderten auch aus einer Ordnung in die andere, und streitet man auch heute noch über den Platz, den diese Familien einzunehmen haben, so ist man doch meist zu der Überzeugung gelangt, dass sie zu den Familien keiner Ordnung passen, man schuf desshalb neue Ordnungen: Peponiferae und Opuntinae. Ich meine, zunächst sollte man es analog mit den Begoniaceen machen, d. h. sie zu einer selbstständigen Ordnung erheben. Alex. Braun [1]) hat dieses schon vor vielen Jahren gethan und er nannte die Ordnung »Plagiophyllae«. Ich glaube, dass dieser Name ein äußerst passender ist und meine, dass nach Anerkennung der Nothwendigkeit die neue Ordnung zu schaffen, derselben der alte Braun'sche Name gegeben werden müsse. Da

1) Flora der Provinz Brandenburg von P. Ascherson, pag. 22: Übersicht des natürlichen Systems von A. Braun.

ich, wie im Vorangegangenen erläutert worden ist, zu dem Glauben hinneige, dass der Urtypus der Begoniaceen noch durch Hillebrandia am besten erhalten sei, so wollte ich ursprünglich den Namen »Hillebrandinae« empfehlen, doch war dieses nicht zulässig, nachdem ich gesehen, dass schon lange die Taufe durch Braun vollzogen ist. Aus ebendemselben Grunde würde der Name »Begoniflorae« zu verwerfen sein, welcher von Caruel [1]) gegeben wurde, wenn Datiscaceen, Cynocrambeen, Hedyosmaceen und Garryaceen, welche Familien Caruel mit den Begoniaceen vereint, aus der Ordnung ausgeschlossen wären.

Aber wo sind nun diejenigen Familiengruppen, die mit den Plagiophyllae die nächsten gemeinsamen Stammeltern haben? Wie schon gesagt, liegt der Vortheil einer solchen Umformulirung der Frage darin, dass nunmehr größere Übereinstimmung in den Charakteren nicht mehr gesucht zu werden braucht. Sind die Ansprüche nach dieser Richtung hin bescheidener geworden, so wird man eine Ähnlichkeit mit den meisten Gruppen, zu denen die Begoniaceen gestellt wurden, nicht leugnen können. Gleichzeitig sind aber auch oft so große Verschiedenheiten zwischen der betreffenden Gruppe einerseits und den Begoniaceen andererseits vorhanden, so dass die Verschiedenheit die Ähnlichkeit bedeutend übertrifft und so dass dadurch auch die Überbrückung durch Hypothesen unmöglich erscheint. Fassen wir z. B. die Polygonaceen in's Auge! Da ist eine hermaphrodite Blüte, ein oberständiger Fruchtknoten, axile Placentation, atropeSamenknospen etc. Wer aber zugiebt, dass die Polygonaceen mit den Amarantaceen, Nyctaginaceen, Chenopodiaceen, Phytolaccaceen, Caryophyllaceen, Portulacaceen und Aizoaceen eine durch Verwandtschaft verbundene Gruppe bilden, der wird auch keinen Anstoß nehmen, den Polygonaceen und Begoniaceen gemeinsame Vorfahren zuzuerkennen, die in Bezug auf die gemeinsamen Vorfahren der Begoniaceen mit anderen, etwa den Urticaceen, relativ jung sind. Ein ähnliches Verhältniss, wie das zwischen Polygonaceen und Begoniaceen, oft aber noch ein besseres, stellt sich heraus für andere Gruppen. Bei den Polycarpicae, Rhoeadinae, Peponiferae, Opuntinae, Passiflorinae finden wir überall neben erheblichen Differenzen auch Dinge, die Veranlassung geben können, die Hillebrandinae diesen anzuschließen. Meine Ansicht jedoch geht nicht dahin, sie einer einzigen Ordnung anzureihen. Polycarpicae und Rhoeadinae sind sicherlich mit einander verwandt, und diese Gruppen sind durch die Cistiflorae und den Passiflorinae verbunden; den Passiflorinae werden nahe gestellt Opuntinae, Myrtiflorae, Saxifraginae, Umbelliflorae, und Bentham und Hooker stellen auch die

1) Pensieri sulla tassinomia botanica, veröffentlicht in Atti della R. Accad. dei Lincei. Anno CCLXXVIII. 1880—81. Ser. III. Vol. V. Fasc. 13.

Peponiferae in diesen Kreis. Schließlich ist auch Berührung der Centrospermae mit den Polycarpicae nicht zu leugnen, und so sehen wir denn verhältnissmäßig nahe bei einander alle diejenigen Gruppen, zu denen man abwechselnd die Begoniaceen gestellt hat und die so beschaffen sind, dass, wenn man die Charaktere, die denen der Plagiophyllae ähneln, herausgreift, man aus ihnen eine Pflanze construiren kann, die nicht mehr so grell gegen eine Begonia absticht.

Zweifellos jedoch sind nicht alle Ordnungen in gleichem Grade mit den Plagiophyllae verwandt, denn die Ähnlichkeiten sind zwischen ihnen und den Plagiophyllae verschieden groß und von verschiedener Bedeutung für die Frage nach der systematischen Stellung. Es wird aber einer sehr eingehenden Prüfung der Verhältnisse bedürfen, um diejenigen Ordnungen mit einiger Sicherheit bezeichnen zu können, in deren Nähe die Plagiophyllae vornehmlich zu stellen sind. Letztere werden mit jeder der betreffenden Ordnungen zu vergleichen sein, doch nicht nur in anatomisch-morphologischer Hinsicht; es wird auch geprüft werden müssen, ob aus der geographischen Verbreitung der in Betracht kommenden Pflanzen sich ein Schluss auf die Verwandtschaft ziehen lässt.

Ich habe die Absicht mich auch fernerhin dem Studium der Begoniaceen zu widmen, um mir alsdann jene Aufgabe von Neuem zu stellen. Für jetzt muss ich mich mit der Umformulirung der alten Frage begnügen, ohne den Versuch zu machen die neue endgültig zu beantworten.

Zusätze.

1. Seit Einreichung des Manuscriptes konnte ich die Inflorescenz von Begonia semperflorens studiren. Sehr oft fand ich dieselbe den Angaben Eichler's gemäß gebaut, aber häufig waren auch die nach außen gerichteten Gabelungen entwickelt und mitunter in demselben Grade wie die nach innen gewandten. Infolgedessen wird auch hier die Annahme Berechtigung haben, dass die anscheinende Wickeltendenz nur durch Abortirung der nach außen fallenden Gabelungen zu Stande kommt und das allgemeine Resultat meiner Beobachtungen über die Inflorescenzen leidet darunter nicht. Eine Bestätigung für seine Richtigkeit könnte folgender Fall sein, welchen ich bei Begonia coccinea Hook. beobachtete, freilich nur an der einen Inflorescenz, die mir zu Gebote stand. Die Hauptaxe endigte — wie gewöhnlich — mit einer männlichen Blüte, jedoch war dieselbe zur linken Seite gedrängt, indem nur die rechte Gabelung erster Ordnung entwickelt war. Dieselbe war wieder durch eine nach links verschobene männliche Blüte abgeschlossen, besaß wieder nur rechts eine Gabelung zweiter Ordnung und diese trug nun beiderseits weibliche Blüten. Die Inflorescenz stellte also eine vollkommene Schraubel dar!

2. Nachträglich traf ich bei Begonia semperflorens eine männliche Blüte an, bei welcher in den vier Lücken der vier Perianthblätter je ein petaloid gewordenes Staubblatt stand. Da die Metamorphose wohl in der Regel den ersten Kreis der Staubblätter berührt, so spricht diese Abnormität dafür, dass auch für Begonia semperflorens die Blütenformel lauten wird:

$$♂ : P\,2 + 2\ \ A\,4 + \ldots\ldots\ \overline{G}\,0.$$

Erklärung der Tafel III.

Fig. 1. Schema für die Veränderungen in der Stellung der Inflorescenztheile. *A* die Inflorescenz ihrer Anlage nach, *B* nach erfolgter Drehung in der Knospe, *C* im entwickelten Zustand.

Fig. 2. Typen von Dichasien mit nicht dichasialen Endigungen. *A* nach Eichler, *B* nach des Verfassers Überzeugung.

Fig. 3. Verschiedene Inflorescenzendigungen von Begonia incarnata. *B* stellt eine Schraubel dar, bei *A* ist die die Schraubelnatur beweisende Gabelung abortirt.

Fig. 4. Inflorescenz von Begonia imperialis. Jede Gabelung des Dichasiums stellt eine Schraubel dar.

Fig. 5. Unsymmetrische Inflorescenz von Begonia Krameri.

Fig. 6. Sympodial gewordenes Dichasium von Begonia ricinifolia.

Fig. 7. Schema für Entstehung desselben.

Fig. 8. Eine abnorme männliche Blüte an den ersten Inflorescenzaxen von Begonia ricinifolia.

Fig. 9. Quersymmetrische weibliche Blüte von Begonia Dregei in der Knospe.

Fig. 10. Die erste Anlage einer solchen bei Begonia incarnata.

Fig. 11. Die erste Anlage einer männlichen Blüte bei derselben Art.

Fig. 12. Schema einer Inflorescenz zur Erklärung der späteren Stellung der männlichen Blüten.

Fig. 13. Abnorme männliche Blüte von Begonia Pavoniana.

Fig. 14. Jugendzustände der männlichen Blüten von Begonia manicata. Bei *A* sind nur die vier ersten Organe angelegt, bei *B* sämmtliche Organe einer Blüte mit sieben Staubblättern, bei *C* sämmtliche Organe einer Blüte mit elf Staubblättern. Letztere sind theils intrors, theils extrors.

Fig. 1.

A

B

C

Fig. 2.

etc etc

A B

Fig. 3.

A B

Fig 4.

a b

etc etc etc etc

Fig. 5.

Fig. 6.

III l. III r. II h. II v. 3 3 I r. 3 3 2 3 3 2 II l. X

Fig. 7.

3 2 3 III l. II h. III r. I l. X I r. 3 2 3 3 II v 3

A

3 2 3 3 I l. II v. X I r. III l. II h. III r. 3 3 2 3

B

3 2 3 3 II II v. III r X I r II h. III l. 3 3 2 3

C

Fig. 9.

Fig. 10.

IV I II III Tragbl. V

Fig. 11.

I Vorbl. IV III Vorbl. II

A B

Fig. 8.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

C

F. Benecke del. Verlag v. **Wilh. Engelmann**, Leipzig. Lith. Anst. v. J.G. Bach, Leipzig